

TARTU ÜLIKOOL

Loodus- ja täppisteaduste valdkond

Ökoloogia ja maateaduste instituut

Loodusressursside õppetool

Lisell Toomla

**Inimtekkeliste elupaigamuutuste mõju väikekiskjate
ruumikäitumisele**

Bakalaureusetöö (12 EAP)

Juhendaja: Eliisa Pass (MSc)

Tartu 2020

Inimtekkeliste elupaigamuutuste mõju väikekiskjate ruumikäitumisele

Inimtekkelised maastikumuutused on kujunenud üheks suurimaks elupaikade killustavaks ja hävitavaks teguriks. Metsamaad kujundatakse ümber peamiselt põllumaadeks, infrastruktuuri laiendamiseks ja puidu hankimiseks. Loomad peavad kohanema antropogeense mõjuga, mis muudab neile sobivad elupaigad elamiskõlbmatuks. Muutustest on mõjutatud ka väikekiskjad, kes omavad ökosüsteemis olulist rolli herbivooride ja suurkiskjate vahelülina troofilisel tasandil. See bakalaureusetöö annab ülevaate väikekiskjate elupaigaeelistustest ja inimtekkeliste elupaigamuutuste mõjust väikekiskjate ruumikasutusele.

Märksõnad: väikekiskjad, maastikumuutused, metsamajandus, elupaikade killustumine, linnastumine, põllumajandus.

Effects of anthropogenic habitat change on mesopredators' spatial behaviour

Anthropogenic landscape modifications have been becoming the main source of habitat loss and fragmentation. Deforestation mostly takes place due to agricultural land expansion, infrastructure development and timber extraction. Animals have to adapt to anthropogenic force that turns their habitats less suitable. Among others, these changes affect mesopredators, who serve an important ecological role on a trophic level between herbivores and apex predators. This paper gives a review on mesopredators' habitat preference and their response to anthropogenic habitat change.

Keywords: mesopredators, landscape change, forest management, habitat fragmentation, urbanization, agriculture.

Sisukord

Sissejuhatus	4
1. Väikekiskjate roll ökosüsteemis	5
2. Maastikumuutuste mõju väikekiskjatele	6
2.1. Mullastiku heterogeensus	6
2.2. Põllumajanduslikud struktuurid	6
2.3. Linnastumise mõju	7
2.4. (Maan)teede mõju väikekiskjatele	8
3. Metsamajanduse mõju väikekiskjatele	10
3.1. Muutused puistu vanuses	10
3.2. Puistu liigiline koosseis	10
3.3. Metsamaastiku killustumine	11
3.4. Muutused mikroelupaikades	13
4. Otsene kokkupuude loomadega: jaht	15
5. Väikekiskjate ruumikasutuse uuritus	16
Arutelu	17
Kokkuvõte	21
Summary	23
Tänuavaldused	25
Kasutatud kirjandus	26
Internetiallikad	28
Kaudselt viidatud kirjandus	29

Sissejuhatus

Inimtekkelised maastikumuutused on tänapäeval suurimaks elupaikade hävimise, degradeerumise ja killustumise põhjuseks (Saunders & Ingram, 1987). Kõige ulatuslikumate maastikumuutuste põhjusteks on põllumaade laiendamine loodusliku taimeestiku arvelt (Landsberg, 1999) ja linnastumine (Luck jt, 2004).

Maastiku muutmine mõjutab oluliselt loomade bioloogilisi protsesse ja käitumist. On leitud, et inimtegevuse tagajärjel killustunud looduses on putukate biomassi vähenemise tõttu väiksemal metsafragmentidel lindudel lühem pesitsusperiood ning nad kasvatavad üles väiksemaid poegi. Lisaks sellele peavad nad toiduotsinguteks pesast tihedamini lahkuma (Zanette jt, 2000). Üheks liigi levikut pidurdavaks teguriks on ka paigatuudus ehk vastumeelsus lahkuda elupaigalaigult (Wolff jt, 1997).

Väikekiskjate defineerimiseks on mitmeid viise: väikekiskjateks on loetud teatud suuruses kiskjaid (nt 1-15 kg), kuid on välja pakutud, et ökoloogilisest vaatenurgast võib väikekiskja olla toiduahela keskel paiknev mistahes karnivoor, sõltumata tema suurusest ja taksonoomiast. Seega võib üks liik erinevates ökosüsteemides täita nii väikekiskja kui tippkiskja rolli (Prugh jt, 2009). Keskkonnaagentuuri järgi elab Eestis 11 liiki väikekiskjaid. Nendeks on kärplaste sugukonnast (*Mustelidae*) mäger (*Meles meles*), saarmas (*Lutra lutra*), mink ehk ameerika naarits (*Mustela vison*), euroopa naarits (*Mustela lutreola*), tuhkur (*Mustela putorius*), metsnugis (*Martes martes*), kivinugis (*Martes foina*), kärp (*Mustela erminea*) ja nirk (*Mustela nivalis*). Koerlaste (*Canidae*) sugukonnast rebane (*Vulpes vulpes*) ja kährikkoer (*Nyctereutes procyonoides*). Nendest liikidest on mink ja kährikkoer võõrliigid (Keskkonnaagentuur, 2020).

Käesolev bakalaureusetöö annab ülevaate inimtekkeliste tegurite mõjust väikekiskjate elupaigakasutusele ning võrdleb nende tegurite mõju erinevatele loomaliikidele. Kirjanduse ülevaate esimene pool keskendub inimtekkeliste maastikumuutuste mõjule, koondades teadusartikleid põllumajanduse, linnastumise ja teedevõrgustiku teemal. Metsamajandusega kaasnevad väikekiskjate elupaigamuutused on väga mitmetahuline ja mahukas teema, mistõttu paigutati see omaette peatükki.

1. Väikekiskjate roll ökosüsteemis

Väikekiskjad on maismaa ökosüsteemide toitumisvõrgustikes vahelüliks tippkiskjate ja herbivooride vahel. Näiteks jahivad väikekiskjad linde, piirates sealhulgas niigi kahaneva arvukusega kanaliste arvukust (Kämmerle jt, 2017), ja rüüstavad nende pesi (Andrén, 1992). Nad on saagiks tippkiskjatele, samas tippkiskjate eemaldamisel ökosüsteemist võivad väikekiskjad tippkiskja rolli üle võtta, muutudes koosluse toiduahela tipmiseks lüliks (Alston jt, 2019). Seega on väikekiskjad teiste troofiliste rühmadega tihedalt seotud, avaldades kiskluse näol tugevat mõju madalamate troofilistele tasanditele, olles ka ise saagiks suurkiskjatele.

Väikekiskjate hulgas esineb toitumise ja elupaigakasutuse osas nii generaliste kui ka spetsialiste. Generalistid on keskkonnamuutustele vastupidavamad ja kasutavad erinevaid ressursse vastavalt võimalustele (Alexandre jt, 2020). Spetsialistid seevastu kasutavad vaid kindlat elupaigatüüpi ning toiduressurssi, mistõttu mõjuvad keskkonnamuutused neile negatiivsemalt (Ryall & Fahrig, 2006). Tugeva inim mõjuga aladel saavad üldiselt paremini hakkama väikekiskjad, kes on generalistid nii elupaiga- kui toidueelistuselt (Baker & Harris, 2007). Kitsas saagivalik ei pruugi samas seostuda kitsa elupaiganõudlusega ja vastupidi. Brainerd'i (1990) järgi on metsnugis toitumiselt generalist, kuid elupaigaeelistuselt spetsialist, keda üldiselt tuntakse kui vanade metsade asustajat.

2. Maastikumuutuste mõju väikekiskjatele

2.1. Mullastiku heterogeensus

Mullastiku ja väikekiskjate elupaikade otsest seost uurivaid teadusartikleid leidub vähe, ent muldade omadused loovad aluse väikekiskjatele sobivate elupaikade ja saakliigikoosluste tekkeks. Vastavalt mullale kujuneb taimestik, taimestikus esindatud liikidest sõltub omakorda herbivooride liigiline koosseis sel alal. Kiskjad liiguvad seal, kus nende saakloomad (Sidorovich, 2005).

Rikkama taimestiku ja toidubaasi tõttu leidub saviste muldadega piirkondades rohkem metsnugiseid kui liivase pinnaga männimetsades. Sidorovichi (2005) põhjal on Valgevene metsnugiste keskmine asustustihedus savistel aladel 7,1 isendit/10km², liivastel aladel 1,2 isendit/10km² ehk ligi kuus korda väiksem. Talvisel ajal moodustab liivase mullastikuga maastikes elavate metsnugiste toidust üle poole imetajate korjused, seevastu näriliste osakaal langeb oluliselt. Kehvem toidubaas kajastub metsnugise talvises asustustiheduses: kui savistel aladel nähti ühel transektil ühel kilomeetril keskmiselt 7,6 nugise jälgi, siis liivastel alade keskmine oli 0,5 isendi jäljed kilomeetri kohta.

2.2. Põllumajanduslikud struktuurid

Põllumajanduse intensiivistumine on üheks suurimaks ohuks põllumajandusmaastike elurikkusele (Robinson & Sutherland, 2002), kusjuures haritava maa laienemisega suureneb servaalade osakaal maastikes. Generalistlikele kiskjatele mõjub see soodsalt, sest põllumaa servaaladel leidub rohkelt nende peamiseks saagiks olevaid väikeimetajaid (Šálek jt, 2010). Siiski kasutavad kiskjad metsa ja põllumaa servaalasid intensiivse põllumajandusega aladel rohkem kui metsaenamusega maastikes, mistõttu on kiskjate viibimine põllumaal mõjutatud metsa- ja põllumaa osakaaludest maastikul (Virgós jt, 2002).

Taimestik ja veekogud on maastikuelemendid, mille põhjal võib prognoosida väikekiskjate liikumiskoridore põllumajandusmaastikes. Tšehhis uuriti põllumaade liikumiskoridore läbivate loomade arvukust (Šálek jt, 2014), kusjuures eelnevalt oli teada, et kärplastele on liikumiskoridorid olulised jahipaigad näriliste rohkuse tõttu (Macdonald jt, 2004). Selgus, et liikumiskoridorid koosnesid üldjuhul põõsastikust ning kõrge rohus, ristudes sageli veekogude lähedal. Nirkide ja kivinugiste esinemine seostus positiivselt põllumaa

osakaaluga, kuid metsnugised eelistasid vanema puistuga metsaservi. Nirke esines enim veekogude lähedal, sest tegemist on neile olulise jahipaigaga (Pita jt, 2009).

Mõõdukas maastike muutmine inimtegevuse kaudu mõjutab kährikkoera asustustihedust ja territooriumi suurust. Soomes hinnati liigi asustustihedust maastikes, kus on läbi põimunud inimtekkelised ja looduslikud maastikuelemendid – maapiirkondades ja linnalähedastes asulates. Leiti, et mida liigirikkam keskkond ning mida suurema osa maastikust moodustavad heinamaad ja aiad, seda kõrgem on kährikute asustustihedus ja väiksem nende kodupiirkond. Enim negatiivset mõju avaldasid asustustihedusele alusmetsata metsad ja kivise pinnaga alad. Uuringu autorid järeldavad, et sarnaselt paljudele teistele liikidele tõmbavad kährikkoeri asulate poole inimestest järele jäävad toidupalad (Kauhala jt, 2010).

2.3. Linnastumise mõju

Imetajatest elavad linnakeskkonnas edukalt väikeste kehamõõtmetega liigid, kes suudavad tähelepanu äratamata ringi liikuda ja väiksemaid looduslikke ning pool-looduslikke elupaiku kasutada. Paljud inimeste läheduses elavad liigid on generalistid nii elupaikade kui toidu osas. Inimasulate lähedal ei piirdu inimeste ja loomade kokkupuude vaid inimtekkeliste elupaigamuutustega. Inimeste lähedal elavad loomad tekitavad mitmesugust kahju inimestele, levitades haigustekitajaid, kahjustades hooneid, toiduvarusid ja haljastust, põhjustades liiklusõnnetusi ja rünnates teisi loomi või inimesi (Baker & Harris, 2007).

Linnaeluga paremini kohanevate kivinugiste puhul on leitud, et nende asurkonna sotsiaalne ja ruumiline struktuur ei sõltu olulisel määral sellest, kas nad elavad inimasulates või väga hõreda inimasustusega maapiirkondades. Kivinugiste territooriumid asulates on maapiirkondadega võrreldes küll väiksemad ja asustustihedus veidi kõrgem, kuid – sarnaselt metsnugistele – kattuvad omavahel vaid eri soost isendite kodupiirkonnad. Siiski pole tegemist täielikult linnas elavate loomadega: enamikel juhtudel külgneb vähemalt üks kivinugise territooriumi serv metsa või hõredamalt asustatud piirkonnaga (Herr jt, 2009).

Külade ja väikelinnade lähedal elavate rebaste puhul on leitud, et nende kodupiirkonnad sarnanevad pigem linnades kui maapiirkondades elavate rebastega. Uuritud rebaste kodupiirkond keskmise suurusega 76,6 ha oli veidi suurem kui linnas elavatel rebastel

(keskmiselt 12-63ha), kuid võis olla poole väiksem maapiirkonnas elavate rebaste koduterritooriumitest, mis võivad olla >200 ha suurusel. Täielikult asulas elavaid rebasteid oli vähe: suuremal osal valimis olnud rebastest oli välja kujunenud päevane puhkepaik mõnes asulalähedases metsatukas. Ümber lükati ka varasem arvamus, et rebased kasutavad puhkamiseks roostike kompenseerimaks metsatukkade puudumist. Roostikes viibisid nii killustunud kui tervikliku metsamaastikuga piirkondades tegutsevad rebased (Janko jt, 2012). Inimasulates eelistavad rebased siiski madalama inimeste poolse asustustihedusega piirkondi (Baker & Harris, 2007).

Eestis on läbi viidud kaks telemeetrilist uuringut kährikkoera elupaiga kasutusest, mis võimaldavad võrrelda põllumajandus- ja loodusmaastikul liikuvate kährikkoerte kodupiirkonna suurust, elupaigakasutust ja kaldaalade kasutamise intensiivust (Süld & Valdmann, 2012; Abner, 2013). Abner püstitas küll hüpoteesi, et inimese poolt mõjutamata looduseskeskkonnas Soomaal on isendite kodupiirkonnad suuremad, kuid tulemused näitasid, et VHF (*very high frequency*) kaelusega isendite kodupiirkonnad inimmõjuga alal Ilmatsalus olid ligi poole suuremad kui Soomaal liikuvatel isenditel. Tulemust võis mõjutada kerneli meetodiga kaasnev mõõtmisviga, kuid on siiski võimalik, et Süldi uuritud loodusmaastik (Soomaa) pakkus mitmekesisemaid ja lähestikku paiknevaid toitumis- ja puhkepaiku, vähendades vajadust läbida pikki vahemaid.

2.4. (Maan)teede mõju väikekiskjatele

Üha laieneva teedevõrgustiku tagajärjel hukkuvad paljud karnivoorid just liiklusõnnetustes. Kuigi enamus hukkunud loomi on täiskasvanud, erineb liigiti liiklusõnnetusi enim juhtuva aja seos nende eluetappidega. Kõige rohkem rebasteid ja kivinugiseid jääb auto alla ajal, mil nad hoolitsevad oma kutsikate eest, samas juhtub kõige rohkem õnnetusi noores eas mäkradega, kes on otsimas oma territooriumi (Grilo jt, 2009).

Toitumiselt generalistlikud kiskjad (rebane, kivinugis, nirk, kärp, tuhkur) hukkuvad kõige rohkem põllumaa ja asustuste lähedal, spetsialistid (metsnugis, mäger, saarmas) aga metsade, rohumaade ja veekogude läheduses. Teede lähedal asuvad liikumiskoridorid tõstavad väikekiskjate tõenäosust teel hukka saada, veekogude ümbruskonnas tõuseb saarma ja kähriku, langeb aga nirgi, kivinugise ja rebaste tõenäosus õnnetusse sattuda (Červinka jt, 2015). Ka mudelid kinnitavad, et suurim oht teel hukkuda on teelõikudel, mis

asuvad soodsates elupaikades, madala inimhäiringuga paikades ning kurvides (Grilo jt, 2009).

Loomade hukkumise põhjused liikluses erinevad küll liigiti, kuid siin leidub trende aastaegades ja sõidutee suuruses. Tšehhis registreeriti 14 aasta jooksul enim teedel aset leidnud surmajuhtumeid kivinugistega (n=247; 24,2%), saarmatega (n=232; 22,7%) ja rebastega (n=206; 20,2%). Ligi pooled karnivooride surmajuhtumid leidsid aset juunist septembrini, vähim – veidi üle 10% – kokkupõrgetest toimus detsembrist veebruarini. Suurim osa õnnetustest juhtus põhimaanteedel, väikseim kiirteedel. Viimast võib põhjustada kiirteedel tekkiv müra- ja valgusreostus või on liiklusvoog piisavalt tihe, et loomadel ei teki võimalust teele astuda (Červinka jt, 2015). Kiirteed on tihti ka aedadega piiratud, takistades loomadel üldse teele sattumast.

3. Metsamajanduse mõju väikekiskjatele

3.1. Muutused puistu vanuses

Metsamajanduse tõttu muutub metsa struktuur pikaks ajaks: puistu vanuselise koosseisu muutudes võivad kaduda metsloomadele, sh väikekiskjatele, olulised metsastruktuurid. Kui uue metsapõlvkonna istutamisel lähtutakse üksnes tulevases puitmaterjalist, kaovad mitmekesiste metsade põhilised tunnused nagu erinevatesse vanuseklassidesse kuuluvad puud, tüükad ja suured mahalangenud puud. Kaob ka looduslikult vertikaalne ja horisontaalne puistu heterogeensus ja varieeruva katvusega võrade liitus (Lindenmayer & Fischer, 2006).

Metsa vanus on elupaigavalikul metsnugistele olulisem kui teistele väikekiskjatele. Nende arvukus vanades killustumata metsamassiivides on kõrgem kui lageraietega killustatud aladel (Björvall jt, 1977). Siiski võib metsnugiseid leida liikumas ka nooremates metsades. Talvel eelistavad puhkepaikadena metsnugised küll enam kui 70 aastaseid metsi, ent kevadel ja suvel sobib neile puhkepaigana vähemalt 30 aastase puistuga mets. Ringi liikumiseks kasutavad metsnugised metsi, mil vanust vähemalt 10 aastat, sellest nooremaid metsatukkasid nad väldivad. Need tulemused ühtivad uuringut läbi viinud teadlaste oletusega, et metsnugistele on küll olulised vanade metsadega seotud mikroelupaigad, kuid suurt osa nende kodupiirkonnast ei pea katma vana mets (Brainerd jt, 1994).

Rebastele mõjub vanade metsade osakaalu vähenemine aga soodsalt ja selle asemele tekkivates noorte metsatukkade ja põllumaadega piirkondades tõuseb rebaste arvukus. Samas täidab põllumaa ka piiravat funktsiooni: kui põllumaade ulatus vaadeldaval alal ületab 30%, hakkab rebaste arvukus jällegi langema (Kurki jt, 1998).

3.2. Puistu liigiline koosseis

Metsnugistel on selge eelistus puuliigi ja kõrguse osas. Brainerd ja Rolstad (2002) leidsid, et metsnugised eelistavad intensiivselt lageraietega majandatud metsamaastikus enam kui 20 meetri kõrguste puudega vanu metsi, kus domineerivaks liigiks on kuusk, ning väldivad raiesmikke ja teisi avatud paiku. Selgelt tuli välja, et metsnugised väldivad tugevalt avatud alasid – ainsana kasutasid avatud alasid aktiivsetena registreeritud isendid ehk need, kes tegelesid parajasti millegi muu kui puhkepaiga otsimisega. Avatud alade kasutamine tõusis

veidi ka suvisel ajal. Talvisel ajal aktiivsed isendid olid ka ainsad, kes eelistasid mände kuuskedele, ent seda vaid juhul, kui kuused olid alla 10m kõrged.

Ameerika nugistele (*Martes americana*) sobivaid elupaiku jääb metsaraie tõttu üha vähemaks. Vaadates viimase kolme aastakümne andmeid ameerika nugiste püüdmisest lõksudesse, on näha, et metsamajandusest tingitud iga 10% elupaiga kvaliteedi languse kohta maastikul langeb lõksu sattunud isendite arv 2,5/1000. Samas püüti rohkem isendeid lumekatte korral, mis võib autorite arvates viidata sellele, et ameerika nugistel on lumega konkurentsieelis endast suuremate kiskjate ees, kellel on raskem lumes liikuda. Kuna kliimamuutuste põhjal ennustatakse lumekatte vähenemist, võib ameerika nugiste talvine konkurents endast suuremate kiskjatega karmimaks minna ja nende arvukus veelgi väheneda (Lavoie jt, 2019).

Rebaste ja mäkrade kohta tehtud uuringus selgus, et kuigi nende liikide üldine elupaigaeelistus on sarnane, mõjutavad seda erinevad keskkonnategurid. Kokku vaadeldi kaheksat erinevate omadustega piirkonda, mis erinesid okas- ja heitlehise metsa ning avatud alade osakaalu poolest. Neli ala paiknesid kõrgendikul, neli madalikul. Mägrad eelistasid neljal juhul heitlehist metsa ja kahel korral okasmetsa. Heitlehise metsa eelistus oli ootuspärane, okasmetsa valiku puhul võis autorite sõnul saada otsustavaks mändide kasvamine küngastel, muutes veerežiimi mäkradele sobivamaks. Rebaste puhul tuli välja heitlehise metsa eelistus kolmel juhul kaheksast. Võrreldes rebastega rajasid mägrad enda urud varjulisematesse paikadesse. Seda võib seletada asjaolu, et mägrad kasutavad enda urgu aastaringsest, kuid rebased enamjaolt kutsikate kasvatamise ajal. Mõlemad loomad vältisid pesa loomist avatud aladele (Márton jt, 2016).

3.3. Metsamaastiku killustumine

Loomade elupaikasid killustavaid barjääre moodustavad näiteks ebasoodsate tingimustega maa-alad, teed ja inimasulad, aga ka lageraielangid metsamaastikus. Nende barjääride ületamise edukus sõltub barjääri suurusest ja konfiguratsioonist. Killustumine avaldab toitumise ja elupaiga spetsialistidele suuremat mõju kui generalistidele (Sainsbury jt, 2019). Kuna ühele saakloomaliigile spetsialiseerunud kiskjad asustavad vaid nende saaklooma elupaiku, siis saaklooma kodupiirkonna killustumisel halveneb ka kiskja elupaiga kvaliteet (Ryall & Fahrig, 2006).

Raielanke on võimalik muuta väikeimetajatele atraktiivsemaks, millega kaasneb ka lanke kasutavate väikekiskjate arvukuse tõus. Kanadas ehitati kahele värsele langile raiejärgsetest puidujääkidest metsatukkasid ühendavad koridorid/kuhjad (ing. k. *windrow*) ja seati hüpotees, et juhul kui väikeimetajad kasutavad neid liikumiskoridoridena, meelitab kuhjatud materjal ligi ka kärplasi. Kärplaste püüdmisteks seati lõksud, lisaks sellele hinnati liikumisi väikeimetajate püüdmiseks välja pandud lõksude lähedale tekkinud märkide, sh. väljaheidete, kaudu. Võrreldes aladega, kus metsamaterjal jaotus langile laiali, külastas koridoridega lanke ühes paigas 3,3 ja teises 4,2 korda rohkem kärplasi (Sullivan jt, 2017).

Uuringutest on ilmnenu, et väikekiskjad eelistavad väiksemaid metsatukkasid ja metsade servaalasid. Červinka jt (2011) uurisid, kuidas muutub väikekiskjate ruumiline jaotus erineva suurusega metsalaikudes ja metsade servaalalt sügavamasse metsa liikudes. Tulemused näitasid, et kõik liigid peale rebase ja mägra eelistasid väiksemaid metsatukkasid. Rebaseid metsalaikude suurus ei mõjutanud, mäkrasid liikus veidi suuremates metsalaikudes veidi rohkem kui väiksemates. Ka sügavast metsast servaala poole tõusis kõikide liikide esinemise tõenäosus. Selles uuringus kasutati loomade määramiseks lõhnajaamadele jäetud käpajälgi, mistõttu on kivinugise ja metsnugise jäljed arvestatud ühtsena. Seetõttu võib uuringu tulemustest välja lugeda vastuolu teiste uurimustega, mis tõestavad, et metsnugis on vaid sügavates metsades elav liik.

Ameerika nugised on metsaraie suhtes üsna plastilised, taludes enam kui kolmandiku nende territooriumi raiest. Kanadas jälgiti ameerika nugiseid alal, millest 17% raiuti maha nelja aasta jooksul. Isendid, kelle elupaigast raiuti keskmiselt 37% (+9%), kadusid uuritavalt alalt, üks suri. Kui raiuti sellest vähem, siis nugised nihutasid oma territooriume järgmisel aastal nii, et 19% (+7%) nende koduterritooriumist moodustas raiutud metsamaa (Poole jt, 2004). Metsnugistele pakuvad raielangid hilissuvel aga piisavalt kõrget rohurinnet, et olla kaitstud nii suurkiskjate kui röövlindude eest, mistõttu külastavad metsnugised raielanke kõige rohkem hilissuvel. Piisavalt kõrge taimeestiku kõrval avaldab positiivset mõju ka saakloomade rohkus väikeimetajate ja maas pesitsevate lindude näol (Brainerd, 1990).

Väikekiskjate esinemine erineva mitmekesisusega elupaikades sõltub ümbritseva maastiku heterogeensusest. Homogeensemas maastikus elavad pesukarud (*Procyon lotor*) eelistavad sealse piirkonna mitmekesisema taimeestikuga alasid, ent selline seos kadus maastiku üldise mitmekesisuse tõustes. Lisaks selgus, et koerlaste – rebaste ja koiottide (*Canis latrans*) –

arvukus on madalaim just killustumata maastikes. Killustumata maastikes eelistavad kiskjad liikuda mööda servaalasid just talvisel ajal, suvel hoiavad nad küll servaalade lähedusse, kuid loomade liikumistrajektorid servaaladest otseselt ei sõltu (Oehler & Litvaitis, 1996).

Raielangid võivad mõjuda populatsioonimülgastena noortele metsnugistele, kes tahavad oma territooriumi leida - need on alad, kus on keeruline leida paarilist ning kasvatada järeltulevat põlvkonda. Raielankidelt püütud isendite seast leiti enam nooremaid (1-2 aastat vanad) kui vanemaid isendeid, kusjuures mõne noore metsnugise terve kodupiirkond jäigi lageraiega alale. Seetõttu võib oletada, et noored isendid surutakse populatsiooni äärealadele; teisalt veedavad noored isendid palju aega raielankidel, kuna nende toiduotsimise oskused pole veel lõplikult välja arenenud, või nad proovivad järgi mitmeid võimalikke territooriumeid enne pikaajalise kodupiirkonna leidmist (Brainerd, 1990).

3.4. Muutused mikroelupaikades

Väikekiskjate pesitsemis- ja varjumisvõimalused sõltuvad nende elupaiga puistustruktuurist. Puistu struktuurielemente, mida liigid kasutavad puhkamiseks, pesitsemiseks või toitumiseks, nimetatakse mikroelupaikadeks (Kraus & Krumm, 2013). Maapealsetest struktuuridest on väikekiskjatele olulised näiteks vanadele puudele iseloomulikud õõnsused, mis on väikeimetajatele olulised puhke- ja pesitsuspaigad. Ajutiste peatuspaikadena kasutavad nad ka maa-aluseid struktuure nagu urud ja koopad (Brainerd, 1990; Brainerd jt, 1995). Lisaks sellele, et metsaraiega eemaldatakse vanad puud, saavad metsatööde käigus kahjustada ka maa-alused struktuurid, sest orgaanilise materjali sattumine koobastesse vähendab nende kvaliteeti elu- ja puhkepaigana (Brown, 1985).

Majandusmetsades on leitud, et metsnugised kasutavad maapealseid ja maa-aluseid struktuure erinevatel aegadel ja eesmärkidel. Raadiosaatjatega varustatud loomi jälgides selgus, et pesapaikadena kasutati eelkõige musträhni uuristatud puuõõnsuseid, kuid ühel juhul ka orava pesa. Pesitsushooaja edenedes muutusid metsnugised üha liikuvamaks ja kasutasid rohkem erinevaid paikaid ajutiseks puhkamiseks. Puhkepaikadena eelistati teisi puudel paiknevaid struktuure nagu lindude või oravate pesad või koopad. Maapinna lähedal (virna laotud palkidel) puhati vaid kahel juhul (Brainerd jt, 1995). Maa-aluseid koopaid kasutatakse eelkõige talvise külma eest peitudes. Lühiajalisteks puhkepaikadeks

või pesitsemiseks sobivad ka suured õõnsused. Õõnes puutüükad on pesitsusajal nii olulised, et neid kasutatakse ka avatud biotoopides, mida metsnugised suuremate kiskjate eest varjumiseks muul juhul väldivad (Brainerd, 1990). Siit järeldub, et nugiste elupaikades on oluline roll vanade metsade elementidel.

4. Otsene kokkupuude loomadega: jaht

Suuri kiskjaid jahtides võivad nende koha ökosüsteemis üle võtta väikekiskjad. Austraalias uuriti dingode (*Canis lupus dingo*) mõju kodustamata kasside (*Felis catus*) käitumisele. Eravaldusi, kuhu sattunud metsikuid koerlasi dingosid kas mürgitati või tulistati, võrreldi aladega, kus dingosid ei tõrjutud. Selgus, et kassid ei liikunud ringi valdustel, kus dingosid ei jahitud ja neid märgati vähemalt korra igal ööl. Kohtades, kus dingod küll liikusid, ent nad hukati, liikusid kassid kõige rohkem hommikul ajal, mis öise eluviisiga dingode aktiivsus on väiksem (Brook jt, 2012).

Tippkiskjate jahtimise mõju väikekiskjatele ei ole alati garanteeritud, vaid sõltub sellest, kas väikekiskja on eelnevalt selle tippkiskja kõrval elamiseks kohastunud. On küll leitud, et võõrliikide eemaldamise järgselt väikekiskjate arvukus suureneb, kuid kohalike liikide reintrodutseerimine ei avalda väikekiskjate arvukusele negatiivset mõju (Alston jt, 2019).

Pesukarude näitel on leitud, et ühe ala isendid eutaneerides hõivavad selle ala üsna pea uued noored isendid. Seda ka juhul, kui tegemist on killustunud metsafragmendiga. Nimelt ei leidnud Beasley jt (2013) seost taasasustamise edukuse ja metsafragmentide ühendatuse vahel. Uute populatsioonide asustustihedus ulatus kuni 40%-ni eksperimendieelsest populatsioonist. Aastate jooksul see arv veidi langes, kuna uutes populatsioonides olid tugevas ülekaalus isased pesukarud ja seetõttu jäid järgmised põlvkonnad väikseks.

Tippkiskjate olemasolul väheneb maastiku mõju väikekiskjate arvukusele. Üle-Euraasialiste uuringute kokkuvõtteks on leitud, et aladel, kus ilveseid (*Lynx lynx*) ei ela, avaneb rebastel võimalus võtta kohalikus ökosüsteemis tippkiskja roll. Sel juhul on rebaste asustustihedus seda suurem, mida kõrgem on ökosüsteemi produktiivsus ja mida väiksem on inimasustus. Piirkondades, kus ilvesed elavad, puudub maastikuelementide poolt toimuv rebaste arvukuse kontroll. Selle asemel on rebaste arvu piiravaks teguriks ilvesed (Pasanen-mortensen & Elmhagen, 2015).

5. Väikekiskjate ruumikasutuse uuritus

Väikekiskjatega seotud uuringud on enamasti läbi viidud Põhja-Ameerikas (eelkõige Kanadas) või Skandinaaviamaades, harvem ka mujal Euroopas. Mitmed teadusartiklid on välja toonud, et Aasiast ja lõunapoolkeralt leiab väga üksikud uuringud. Väikekiskjate ruumi- ja elupaigakasutust käsitlevate uuringute vähesus võib olla tingitud puudulikest teadmistest kiskjate elupaigaeelistuste osas. Seetõttu võivad ruumikäitumise vaatlusaladeks sattuda kehvade omadustega elupaigad (Šálek jt, 2014).

Sageli on uuringute nõrgaks küljeks ka väike valim või asukohapunktide arv. Abneril (2013) õnnestus saatjatega varustada kuus kährikkoera, kellest neli neist hukkus järgmise kolme kuu jooksul, ning ühelt isendilt sai kätte vaid 11 asukohapunkti. Selliste tulemuste põhjal on raske teha põhjendatud järeldusi. Ka Šálek jt (2014) on välja toonud, et nende katses kasutatud lõhnajaamade madal külastatavus annab piiratud teadmisi karnivooride elupaigaeelistuste hindamisel nii lokaalses kui ka laiemas ruumilises skaalas.

Euroopas ja Kanadas on ülekaalukalt uuritud rebast, kährikut, kivi- ning metsnugist, Ameerika Ühendriikides on arvukalt uuringuid ka pesukarudest. Seepärast moodustab suure osa käesolevast tööst nendel liikidel põhinev kirjanduse ülevaade. Ilmnes, et rohkem on uuritud liike, kelle ruumikasutusel on mingi eripära: rebased, kährikud ja kivinugised kasutavad inimasulaid ja suure põllumaa osakaaluga maastikke. Metsnugised kasutavad puhke- ja pesitsuspaikade otsimisel vanadele metsadele omaseid struktuure rohkem kui teised väikekiskjad. Tõenäoliselt on eelmainitud liigid populaarseteks uurimisobjektideks muutnud nende suur arvukus, tugev mõju teistele liikidele ja selge ruumikäitumise muutumine vastusena inimtegevusele.

Arutelu

Väikekiskjate käitumise muutumine inimtegevuse mõjul varieerub liigiti. See on mõistetav, kuna väikekiskjate ühiseks tunnuseks on vaid väike kaal ja troofilisel tasandil herbivooride ja tippkiskjate vahel paiknemine. Seega on raske teha kõiki väikekiskjaid hõlmavaid järeldusi inimtegevuse mõjust väikekiskjate ruumikäitumisele. Lihtsam on käsitleda iga liiki eraldi, Eesti väikekiskjate liigilise koosseisu põhjal saab kahe grupina vaadata ka kärplasi ja koerlasi või generaliste ja spetsialiste.

Teaduskirjanduse põhjal selgus, et inimtekkelised elupaigamuutused loovad rebastele soodsa maastiku kütamiseks (Seymour jt, 2004; Kämmerle jt, 2017). Noorte metsatukkade ja põldudega maastikus kasvab rebaste arvukus koos põllumaa osakaaluga, saavutades arvukuse tipu, kui põllumaa katab 30% maastikust (Kurki jt, 1998). Rebased elavad ka asulate lähedal, kus nende kodupiirkonnad on kordades väiksemad kui maapiirkondades (12-62 ha vs >200 ha) (Janko jt, 2012), mis tuleneb tõenäoliselt inimeste toidujääkide kergest kättesaadavusest. Rebaste kohanemist inimeste läheduses elamiseks kinnitavad ka andmed teedel hukkunud isenditest: liikluses hukkub enim rebaseid põldude ja asulate läheduses (Červinka jt, 2015). Rebased võivad kasutada aktiivselt põllumajandusmaastikku, ent väldivad siiski oma uru rajamist avatud maale (Márton jt, 2016).

Kährikkoera asustustihedus on suurem ja kodupiirkond väiksem maastikul, kus suurema osa moodustavad heinamaad ja aiad, ligitõmbavaks faktoriks kerge saak inimeste toidujääkide näol (Kauhala jt, 2010). Kuid alati ei pruugi inimeste läheduses kährikute kodupiirkonnad väiksemad olla: vahel võib ka loodusmaastikul esineda lähestikku paiknevaid toitumis- ja puhkepaiku, vähendades kähriku vajadust läbida pikki vahemaid (Süld & Valdmann, 2012; Abner, 2013). Kährikute tõenäosus auto alla jääda on suurem veekogu lähedal asuvates piirkondades (Červinka jt, 2015).

Koerlaste asustustihedus asulates on suurem ja kodupiirkond üldjuhul väiksem kui loodusmaastikul. Lisaks sellele leidsid Oehler ja Litvaitis (1996) leidsid rebaste ja koiottide näitel, et koerlaste arvukus on killustumata maastikes madalam kui fragmenteerunud aladel. Eelnevas kirjanduses ei tulnud välja vastupidist väidet kährikute kohte, seega võib arvata, et ka nemad eelistavad elada killustunud maastikul.

Näib, et väikekiskjatest on antropogeensele mõjule kõige tundlikum metsnugis. Metsnugis võib küll nooremates metsades ringi liikuda ja jahti pidada, kuid vajab puhkamiseks ja

pesitsemiseks puuõõnsusi, mida leidub just vanade puude tüvedes (Brainerd jt, 1994; (Brainerd jt, 1995). Eelkõige eelistavad metsnugised 20 meetri kõrguste puudega vanu kuusemetsi (Brainerd & Rolstad, 2002). Seetõttu nimetatakse teda elupaigaeelistuselt spetsialistiks, kuid toitumiselt generalistiks. Raielankidel liiguvad metsnugised enim hilissuvel, kui sealne rohurinne varju pakkumiseks piisavalt kõrgeks kasvanud, kuid suurema osa ajast nad väldivad raiesmikke ja teisi avatud alasid (Brainerd & Rolstad, 2002; Brainerd, 1990). Erandiks on noored metsnugised, kes võivad oma territooriumi otsides hõivata pikemaks ajaks mõne raiesmiku (Brainerd, 1990). Metsnugised eelistavad jahipidamisel liikumiskordore, mis paiknevad vanema puistuga metsaservades (Pita jt, 2009). Metsnugistega leiavad liiklusõnnetused aset pigem metsade ja rohumaade läheduses.

Vastupidiselt metsnugistele kasutavad kivinugised küttimiseks meeleldi põllumaade servas paiknevaid liikumiskoridore (Pita jt, 2009). Kivinugiste puhul on leitud, et ka inimasulas elades piirneb vähemalt üks nende koduterritooriumi serv inimeste poolt asustamata piirkonnaga (Herr jt, 2009). Liikluses hukkuvad kivinugised põllumaade ja asulate lähedal, veekogude lähedal on õnnetusse sattumise tõenäosus madalam (Červinka jt, 2015).

Nirgid kasutavad põldude servas paiknevaid liikumiskoridore, kuid kütivad kõige rohkem veekogude läheduses (Pita jt, 2009). Enim nirke hukub põldude ja asulate lähistel asumatel teedel, veekogude lähedal paiknevatel sõiduteedel juhtub nirkidega vähem liiklusõnnetusi (Červinka jt, 2015).

Teiste kärplaste ruumikäitumist on märksa vähem uuritud, nende käitumises ei esine ka väga suuri varieeruvusi. Metsamaterjali raielankidele kuhjates võib kärplaste poolne raiesmike külastatavus tõusta umbes 3-4 korda (Sullivan jt, 2017). Ühe märkimisväärse ernandina on leitud, et mäger on ainuke kärplane, kes eelistab väiksematele metsafragmentidele suuremaid fragmente (Červinka jt, 2011).

Näib, et koerlastele mõjub soodsalt asulate ja põllumaade rajamine, lihtsustades toiduotsingud. Kärplastele avaldab enim mõju metsamajandus lageraiena, mis kõige pikemaajaliselt mõjutab vanu metsastruktuure kasutavat metsnugist. Need järeldused võivad aga olla tingitud teadusartiklite valikust selleks bakalaureusetöoks. Samas suurem hulk teemakohast veebist leitavat teaduskirjandust keskendubki koerlaste liikumisele põldudel ja asulates ning kärplaste paiknemisele lageraiet teostatavates piirkondades.

Käesolev töö ei käsitle kompaktsuse huvides pikalt üht looduskaitsealalt olulist teemat: väikekiskjate ja nende saakloomade interaktsioone, mis moodustab suure osa väikekiskjatega seotud teadusartiklitest. Läbimõeldud metsamajandus, mis arvestab väikekiskjate ja nende saakloomade vahelisi interaktsioone, võimaldab ka paremat liigikaitse tegevust, sest väikekiskjate elupaigakasutus on oluline informatsioon ohustatud liikide kaitsetegevuse planeerimisel. Rebaste liikumist jälgendavad mudelid on näidanud, et metsamaastike killustumise tagajärjel tekkinud väikesed metsalaigud on kiskjatele heaks jahipaigaks, avaldades negatiivset mõju tetrede (*Tetrao tetrix*) ja metsiste (*Tetrao urogallus*) arvukusele (Kämmerle jt, 2017). Lisaks sellele tõestavad mudelid, et mida väiksem metsatukk, seda suurema tõenäosusega leiab rebane sealt üles munadega pesa (Seymour jt, 2004). Veel seostatakse metsnugiste arvukust sellega, et lendoravaid ei leidu neile näiliselt sobivates elupaikades. Poska (2017) leiab, lageraie võib kiskjaid ja lendoravaid koondada ühtsesse elupaika, tõstes lendoravale osaks saavat kisklussurvet. Tõusnud kisklussurve tagajärjel kolib lendorav aga ebasoodsamasse elupaika. Ka selle töö autor on seisukohal, et läbimõeldud metsamajandamise juures väheneks väikekiskjate jahisurve ohustatud liikidele nagu lendorav. Nii muutuks lihtsamaks kahaneva arvukusega populatsioonide eduka sigimise toetamine ja arvukuse jätkusuutlikkuse tagamine.

Väikekiskjate ruumikasutuse ja mullastiku seost analüüsivat kirjandust otsides leidis autor vaid ühe ühe artikli. Kuigi mullastiku ja väikekiskjate vaheline seos on järkjärguline: mulla koostis loob sobiva keskkonna teatud taimestiku tekkeks, mis omakorda sobib kindlatele herbivooridele, kes on saagiks kindlatele kiskjatele. Mullastiku ja väikekiskjate omavahelise seose tundmine võimaldaks väikekiskjate liikumist ette prognoosida aladel, kus plaanitakse mõjutada mulla omadusi maakasutuse muutmise otstarbel. Veel võiks uurida, milline erinevus on väikekiskjate faunas erineva heterogeensusega mullastikuga aladel ja kui tundlikud on väikekiskjad mulla heterogeensuse muutumise suhtes.

Peatükis „otsene kokkupuude loomadega: jaht“ oleks autor soovinud luua mitu alapeatükki ning kirjutada lisaks jahile ka loodusturismi mõjust väikekiskjatele. Seda mitmel põhjusel. Inimeste poolt külastatavad atraktiivsed kohad ja matkarajad kattuvad paratamatult loomade elupaikade ja liikumistrajektooridega, samuti võivad väikekiskjaid häirida inimtekkelised helid nii inimehale kui transpordivahendite näol. Sarnaselt inimeste elurajoonidele võivad ka loodusturismi harrastajate poolt maha jäätavad toidujäägid olla kergeks toiduks näiteks rebastele, kes end seetõttu turismipaikade lähedusse elama seavad.

Väikekiskjate ja loodusturismi otsest seost uurivat kirjandust autor aga ei leidnud, kuid leiab, et see võiks olla huvitav teema, mida tulevikus uurida.

Nagu töö alguses ka mainitud, võib väikese valimi tõttu saada uuringust ebausaldusväärsed tulemused, mille põhjal tehtud järeldusi ei saa üle kanda kogu uuritavale loomarühmale või liigile. Töös käsitletud artiklite järgi tundub, et väikse ressursiga saab suurima valimi, kui analüüsida andmebaasides olevat infot teedel hukkunud loomade kohta. Aastate jooksul kogunenud sajad või tuhanded liiklusõnnetused väikekiskjatega annavad hea ülevaate sellest, millistes piirkondades ja millise loodusega ümbritsetud teedel väikekiskjaid rohkelt liigub.

Kokkuvõte

Väikekiskjad on ökoloogiliselt olulised vahelülid erinevate troofiliste tasandite vahel, kes murravad herbivoore, kuid on ise saagiks tippkiskjatele. Elupaigaspetsialismilt jagunevad väikekiskjad keskkonnamuutustele vastupidavateks generalistideks ja muutustele tundlikumateks spetsialistideks, kes asustavad vaid kindlate omadustega elupaiku ja tarbivad toiduks kindlat liiki saakloomi.

Seni ilmunud teaduskirjanduse põhjal võib järeldada, et inimtegevuse tagajärjel tekkinud maastikumuutused mõjutavad oluliselt väikekiskjate paiknemist ja liikumist maastikus. Suurimateks inimtekkelisteks maastikumõjudeks on metsamajandus, mille põhimõjudeks on muutused puistute vanuses, liigilises koosseisus, struktuuris ja erinevate mikroelupaikade esinemises. Teisteks väikekiskjate ruumikäitumist mõjutavateks inimõjudeks on mullastiku heterogeensuse muutmine, põllumaade rajamine, linnastumine, teedevõrgustiku arendamine ning küttimine.

Metsa vanus on oluline eelkõige vanu metsi asustavale metsnugisele, kuid kevadel-suvel liigub see liik rohkem ka nooremates metsades. Metsnugistel on ka selge eelistus üle 20 meetri kõrguste kuuskedega elupaikade osas, nad väldivad avatud alasid nagu raielangid. Teiste liikide puhul ei ole eelistus nii selge, näiteks mägra puhul mängib uru rajamisel puistu liigilisest koosseisust olulisemat rolli metsa veerežiim.

Metsade killustumine mõjutab spetsialiste enam kui generaliste. Kuid esineb ka vastupidiste tulemustega uuringuid, mis näitavad, et metsnugisedki eelistavad sügavatele metsadele väiksemaid metsafragmente. Üldjuhul väikekiskjad väldivad suurtele avatud aladele sattumist, kuid kasutavad metsa ja põllu servaalasid jahil ja liikumiskoridoridena. Kõige suurema tõenäosusega leiabki väikekiskjaid metsafragmentide äärealade lähedalt.

Killustunud maastiku raiesmikud võivad sobiva kodupiirkonnana tunduda muidu vana puistut eelistavad noortele metsnugistele, kes otsivad hajumisperioodil oma territooriumi. Teiste väikekiskjate puhul eelmainitud käitumist teada ei ole. Soodustamaks väikekiskjate liikumist üle raielankide, on loodud raiejärgsest puidu jääkmaterjalist metsatukkasid ühendavad kuhjad/koridorid. Need toimivad, kuna selliste liikumiskoridoridega raiesmikke külastas 3-4 korda rohkem väikekiskjaid kui laiali jaotatud metsamaterjaliga aladel.

Väikeiskjatele on olulised ka mikroelupaigad, mis esinevad nii puudel, maapinnal, kui maa all. Kirjanduse ülevaates käsitletavateks mikroelupaikadeks on puuõõnsused, puutüükad, palgivirnad ja maa-alused õõnsused (koopad). Puuõõnsused on olulisteks puhke-ja pesitsuspaikadeks, maa-aluseid struktuure kasutatakse eelkõige talvise külma eest varjumiseks.

Inimmõju ei piirne vaid looduskeskkonna ümberkujundamisega, vaid hõlmab endas ka otsest kontrolli kiskjate arvukuse üle. Kui inimesed kütivad teatud piirkonnas suurkiskjaid, võtavad väikekiskjad suurkiskjate kadumisel üle troofilise tasandi kõrgeima astme. Väikekiskjaid endid kütvides võib liskas nende ruumikäitumise muutumisele nende populatsiooni arvukust tulevikus vähendada olukord, kus liigi isendite sooline tasakaal muutub.

Mõistmaks, kuidas mõjutab loodusturism väikekiskjate käitumist nende elupaikades, võiks palju enam uurida väikekiskjate ruumikäitumist näiteks matkaradade, ujumiskohtadena tunnustatud veekogude ja looduslike turismiobjektide (koopasüsteemid, rändrahnud jms) läheduses. Vähe on uuritud ka mullastikumuutuste ja -heterogeensuse seoseid väikekiskjate ruumikasutusega. Ehk aitaksid just need uuringud paremini mõista nende väikekiskjate käitumist, kes loovad maa-aluseid urge või kasutavad maa-aluseid õõnsusi puhkepaikadena.

Summary

Mesopredators are ecologically important as intermediates between different trophic levels: besides hunting herbivores, they are themselves prey to apex predators. As of habitat specialism, mesopredators are divided into generalists and specialists. Generalists are resilient to environmental change; specialists are more sensitive to habitat change by using only habitats with certain characteristics and consuming certain prey species.

Based on the scientific literature published so far, it is plausible that anthropogenic landscape changes have a considerable effect on mesopredators' habitation and movement in the landscape. One of the largest anthropogenic impacts are forestry-related landscape changes, including the alterations in forest's age and species composition, structure and occurrence of different microhabitats. Other noteworthy human influences include changes in soil heterogeneity, establishment of agricultural lands, urbanization, road network development and hunting.

Forest age is notably important for old-forest inhabiting pine marten, however the species can also inhabit younger forests in spring and summer. Pine martens also have a clear preference for spruces over 20 meters in height and avoiding open areas such as clearcuts. The preference is not clear in other mesopredator species, however, the burrow-digging badgers are more affected the forest water regime than the species composition of the forest.

Although forest fragmentation affects specialists more than generalists, there are studies with opposite results, showing that pine martens also prefer smaller forest fragments to larger forests. In general, mesopredators avoid entering large open areas, but use forest and field edges for hunting and movement corridors. Mesopredators are most likely to be found near the outskirts of the forest fragments.

The important microhabitats for mesopredators are located on trees, above- and underground. The microhabitats covered in this review are tree cavities, snags, log stacks and underground cavities (caves). Tree cavities are important resting and nesting sites, underground structures are used primarily to shelter from the winter cold.

Human impact is not limited to the transformation of the natural environment, it also includes direct control over the number of predators. Hunting of large predators to local extinction can result in the placement of smaller predators on the highest trophic level. Hunting mesopredators alters their spatial behavior, but may additionally reduce their population in the future by unbalancing the ratio of male and female specimen.

To understand the influences of nature tourism on the behavior of mesopredators, further studies in the vicinity of hiking trails, swimming areas and well-known tourist attractions (cave systems, boulders, etc.) are needed. Likewise, the links between soil heterogeneity and the use of space by mesopredators are also understudied. Perhaps these researches would help to understand the spatial behavior of those mesopredators, who dig burrows or use underground cavities as resting sites.

Tänuavaldused

Töö autor tänab oma juhendajat, Eliisa Passi, professionaalse juhendamise ja abivalmis hoiaku eest.

Kasutatud kirjandus

- Abner, J.** 2013. Kährikkoera (*Nyctereutes procyonoides*) raadiotelemeetriiline uuring antropogeense mõjuga maastikul Ilmatsalu näitel. *Magistritöö*.
- Alexandre, M., Hipólito D., Ferreira E., Fonseca C., Rosalino L.M.** 2020. Humans do matter: determinants of red fox (*Vulpes vulpes*) presence in a western Mediterranean landscape. *Mammal Research* 65:203–214.
- Alston, J.M., Maitland B.M., Brito B.T., Esmaeili S., Ford A.T., Hays B., Jesmer B.R., Molina F.J., Goheen J.R.** 2019. Reciprocity in restoration ecology : When might large carnivore reintroduction restore ecosystems? *Biological Conservation* 234:82–89.
- Andrén, H.** 1992. Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation: a landscape perspective. *Ecology* 73:794–804.
- Baker, P.J., Harris S.** 2007. Urban mammals: what does the future hold? An analysis of the factors affecting patterns of use of residential gardens in Great Britain. *Mammal Review* 37:297–315.
- Beasley, J.C., Olson Z.H., Beatty W.S., Dharmarajan G., Rhodes Jr O.E.** 2013. Effects of culling on mesopredator population dynamics. *PLoS ONE* 8:1–9.
- Brainerd, S.M.** 1990. The pine marten and forest fragmentation: a review and general hypothesis. *Transaction of the 19th International Union of Game Biologist Congress* 19:421–434.
- Brainerd, S.M., Helldin J.-O., Lindström E.R., Rolstad E., Rolstad J., Storch I.** 1995. Pine marten (*Martes martes*) selection of resting and denning sites in Scandinavian managed forests. *Finnish Zoological and Botanical Publishing Board* 32:151–157.
- Brainerd, S.M., Helldin J.-O., Lindström E.R., Rolstad J.** 1994. Eurasian pine martens and old industrial forest in southern boreal Scandinavia. *Martens, sables, and fishers : biology and conservation:* 343–354.
- Brainerd, S.M., Rolstad J.** 2002. Habitat selection by Eurasian pine martens *Martes martes* in managed forests of southern boreal Scandinavia. *Wildlife Biology* 8:289–297.
- Brook, L.A., Johnson C.N., Ritchie E.G.** 2012. Effects of predator control on behaviour of an apex predator and indirect consequences for mesopredator suppression. *Journal of Applied Ecology* 49:1278–1286.
- Červinka, J., Riegert J., Grill S., Šálek M.** 2015. Large-scale evaluation of carnivore road mortality : the effect of landscape and local scale characteristics. *Mammal research* 60:233–243.
- Červinka, J., Šálek M., Pavlůvčík P., Kreisinger J.** 2011. The fine-scale utilization of forest edges by mammalian mesopredators related to patch size and conservation issues in Central European farmland. *Biodiversity and Conservation* 20:3459–3475.

- Grilo, C., Bissonette J.A., Santos-reis M.** 2009. Spatial – temporal patterns in Mediterranean carnivore road casualties : consequences for mitigation. *Biological Conservation* 142:301–313.
- Herr, J., Schley L., Roper T.J.** 2009. Socio-spatial organization of urban stone martens. *Journal of Zoology* 277:54–62.
- Janko, C., Schröder W., Linke S., König A.** 2012. Space use and resting site selection of red foxes (*Vulpes vulpes*) living near villages and small towns in Southern Germany. *Acta Theriologica* 57:245–250.
- Kämmerle, J.L., Coppes J., Ciuti S., Suchant R., Storch I.** 2017. Range loss of a threatened grouse species is related to the relative abundance of a mesopredator. *Ecosphere* 8:1-18.
- Kauhala, K., Schregel J., Auttila M.** 2010. Habitat impact on raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* home range size in southern Finland. *Acta Theriologica* 55:371–380.
- Kraus, D., Krumm, F.** 2013. Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity.
- Kurki, S., Nikula A., Helle P., Lindén H.** 1998. Abundances of red fox and pine marten in relation to the composition of boreal forest landscapes. *Journal of Animal Ecology* 67:874–886.
- Lavoie, M., Renard A., Larivière S.** 2019. Timber harvest jeopardize marten persistence in the heart of its range. *Forest Ecology and Management* 442:46–52.
- Lindenmayer, D.B., Fischer J.** 2006. Habitat fragmentation and landscape change. An ecological and conservational synthesis.
- Macdonald, D.W., Tew T.E., Todd I.A.** 2004. The ecology of weasels (*Mustela nivalis*) on mixed farmland in southern England. *Biologia* 59:235–241.
- Márton, M., Markolt F., Szabó L., Kozák L., Lanszki J.** 2016. Den site selection of the European badger , *Meles meles* and the red fox , *Vulpes vulpes* in Hungary. *Folia Zoologica* 65:72–79.
- Oehler, J.D., Litvaitis J.A.** 1996. The role of spatial scale in understanding responses of medium-sized carnivores to forest fragmentation. *Canadian Journal of Zoology* 74:2070–2079.
- Pasanen-mortensen, M., Elmhagen B.** 2015. Land cover effects on mesopredator abundance in the presence and absence of apex predators. *Acta Oecologica* 67:40–48.
- Pita, R., Mira A., Moreira F., Morgado R., Beja P.** 2009. Influence of landscape characteristics on carnivore diversity and abundance in Mediterranean farmland. *Agriculture, Ecosystems and Environment*:57–65.
- Poole, K.G., Porter A.D., De Vries A., Maundrell C., Grindal S.D., Cassady St. Clair C.** 2004. Suitability of a young deciduous-dominated forest for American marten and the effects of forest removal. *Canadian Journal of Zoology* 82:423–435.

- Poska, M.** 2017. Lendorava (*Pteromys volans*) leiukoha asustatus: puistu- ja maastikuseosed. *Magistritöö*.
- Prugh, L.R., Stoner C.J., Epps C.W., Bean W.T., Ripple W.J., Laliberte A.S., Brashares J.S.** 2009. The rise of the mesopredator. *BioScience* 59:779–791.
- Robinson, R.A., Sutherland W.J.** 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39:157–176.
- Ryall, K.L., Fahrig L.** 2006. Response of predators to loss and fragmentation of prey habitat: A review of theory. *Ecology* 87:1086–1093.
- Sainsbury, K.A., Shore R.F., Schofield H., Croose E., Campbell R.D., McDonald R.A.** 2019. Recent history, current status, conservation and management of native mammalian carnivore species in Great Britain. *Mammal Review* 49:171–188.
- Šálek, M., Červinka J., Pavlůvčík P., Poláková S., Tkadlec E.** 2014. Forest-edge utilization by carnivores in relation to local and landscape habitat characteristics in central European farmland. *Mammalian Biology* 79:176–182.
- Šálek, M., Kreisinger J., Sedláček F., Albrecht T.** 2010. Do prey densities determine preferences of mammalian predators for habitat edges in an agricultural landscape? *Landscape and Urban Planning* 98:86–91.
- Seymour, A.S., Harris S., White P.C.L.** 2004. Potential effects of reserve size on incidental nest predation by red foxes *Vulpes vulpes*. *Ecological Modelling* 175:101–114.
- Sidorovich, V.** 2005. Landscape-related differences in diet, food supply and distribution pattern of the Pine Marten, *Martes martes* in the transitional mixed forest of northern Belarus. *Folia Zoologica* 54:39–52.
- Süld, K., Valdmann H.** 2012. Kährikkoera ruumikasutus ja tema roll toiduahelates.
- Sullivan, T.P., Sullivan D.S., Sullivan J. H.** 2017. Mammalian responses to windrows of woody debris on clearcuts: abundance and diversity of forest-floor small mammals and presence of small mustelids. *Forest Ecology and Management* 399:143–154.
- Virgós, E., Tellería J.L., Santos T.** 2002. A comparison on the response to forest fragmentation by medium-sized Iberian carnivores in central Spain. *Biodiversity and Conservation* 11:1063–1079.

Internetiallikad

- Keskkonnaagentuur.** 2020. Väikekiskjad. *Keskkonnaagentuuri koduleht*.
<https://www.keskkonnaagentuur.ee/et/vaikekiskjad>.

Kaudselt viidatud kirjandus

- Bjärvall, A., Nilsson, E. Norling, L.** 1977. Urskogens bety delse för tjäder och mård. *Fauna och Flora* 72: 31-38. (Rootsi keeles).
- Brown, M.J.** 1985. Benign neglect and active management in Tasmania's forests: a dynamic balance or ecological collapse? *Forest Ecology and Management* 85:279–289.
- Landsberg, J.** 1999. Status of temperate eucalypt woodlands in the Australian Capital Territory region. *Temperate Eucalypt Woodlands in Australia: Biology, Conservation, Management and Restoration*: 32–44.
- Luck, G., Ricketts T.H., Daily G., Imhoff M.** 2004. Alleviating spatial conflict between people and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*:182–186.
- Saunders, D.A., Ingram R.J.** 1987. Factors affecting survival of breeding populations of Carnaby's cockatoo. *Nature Conservation: The Role of Remnants of Native Vegetation*:249–258.
- Wolff, J.O., Schaubert E.M., Edge W.D.** 1997. Effects of habitat loss and fragmentation in the behaviour and demography of gray-tailed voles. *Conservation Biology* 11:945–956.
- Zanette, L., Doyle P., Tremont S. M.** 2000. Food shortage in small fragments: evidence from an area-sensitive passerine. *Ecology* 81:1654–1666.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Lisell Toomla,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose, Inimtekkeliste elupaigamuutuste mõju väikekiskjate ruumikäitumisele, mille juhendaja on Eliisa Pass, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Lisell Toomla

10.08.2020